

Un análisis integrado de la respuesta de las especies al cambio climático: biogeografía y ecología de árboles relictos en el Mediterráneo

F. Rodríguez-Sánchez¹

(1) Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla. Avenida de Reina Mercedes, 6. E-41012 Sevilla, España

➤ Recibido el 26 de enero de 2011, aceptado el 31 de enero de 2011.

Rodríguez-Sánchez, F. (2011). Un análisis integrado de la respuesta de las especies al cambio climático: biogeografía y ecología de árboles relictos en el Mediterráneo. *Ecosistemas* 20(1):177-184.

La respuesta de las especies al cambio climático: ventajas de una aproximación integradora

El clima de la Tierra ha estado variando permanentemente, oscilando entre períodos fríos y cálidos (Ruddiman, 2007). Las consecuencias biológicas de tales cambios han sido notables (Bennett, 1997), debido a la influencia directa o indirecta del clima en multitud de procesos ecológicos y evolutivos (Parmesan, 2006). La necesidad de realizar predicciones sobre los posibles efectos del cambio climático actual ha puesto de manifiesto las importantes lagunas de conocimiento aún existentes, y ha constatado la utilidad de los análisis retrospectivos, que examinan las respuestas de las especies a los cambios climáticos del pasado. Gracias al registro fósil se ha podido reconstruir algunos de los procesos de extinción, migración o especiación asociados a cambios climáticos históricos. Sin embargo, el registro fósil es necesariamente fragmentario en el espacio-tiempo, impidiendo una reconstrucción adecuada en muchos casos. Esta limitación puede verse solventada con la reciente incorporación de dos potentes herramientas en el campo de la biogeografía histórica: la filogeografía basada en el ADN y los modelos de distribución de especies. La integración de las evidencias aportadas por cada una de estas fuentes permite mejorar nuestras inferencias sobre procesos históricos y sus posibles causas (Donoghue y Moore, 2003). Paralelamente, los estudios sobre la demografía actual de las especies pueden aportar información muy valiosa para interpretar y contrastar las inferencias obtenidas en un análisis biogeográfico. En esta tesis doctoral se desarrolló un análisis integrado de las evidencias biogeográficas y ecológicas como método de investigación de la respuesta de las especies a los cambios climáticos. Así, se combinaron estas tres herramientas de inferencia biogeográfica (registro fósil, filogeografía molecular y modelos de distribución de especies) con estudios de campo (ecológicos) para reconstruir y predecir el efecto de los cambios climáticos pasados y futuros en especies de árboles relictos en el Mediterráneo.

Investigando el declive de las laurisilvas terciarias y la historia de un superviviente: *Laurus* L.

Uno de los casos más emblemáticos de migración y extinción de especies asociadas a un proceso de cambio climático es el declive y desaparición de las laurisilvas que ocuparon buena parte del Paleártico Occidental durante la primera mitad del Cenozoico (Mai, 1989). Estas laurisilvas eran exuberantes formaciones boscosas exigentes de una relativa humedad y muy sensibles a las bajas temperaturas. La mayoría de las especies se extinguieron antes del Pleistoceno, pero algunas (como el laurel, *Laurus* L.) lograron sobrevivir y persisten en la actualidad en poblaciones relictas en la cuenca Mediterránea, Macaronesia o el Cáucaso. La reconstrucción de la dinámica geográfica de *Laurus* desde mediados del Plioceno mediante modelos de distribución apoyados en el registro fósil (**Fig. 1**) nos ha permitido cuantificar el impacto de las glaciaciones

cuaternarias sobre su área de distribución, contribuyendo así a explicar su actual distribución relictiva. Dichos modelos también han identificado múltiples refugios en la cuenca Mediterránea y Macaronesia que permitieron la persistencia a largo plazo de la especie. *Laurus* ha mostrado un elevado grado de conservación de su nicho climático a escalas de tiempo geológicas (**Fig. 2**), lo que provocó una dinámica geográfica con un elevado componente determinista –marcado por los cambios climáticos. Prueba de ello es que la distribución actual de *Laurus* pudo predecirse a partir de su distribución pliocena, confirmando a su vez el potencial predictivo de estos modelos de distribución. La estabilidad del nicho a escala geológica también pudo explicar la extinción del resto de Lauráceas europeas, aparentemente más sensibles al frío y la sequía que *Laurus*.

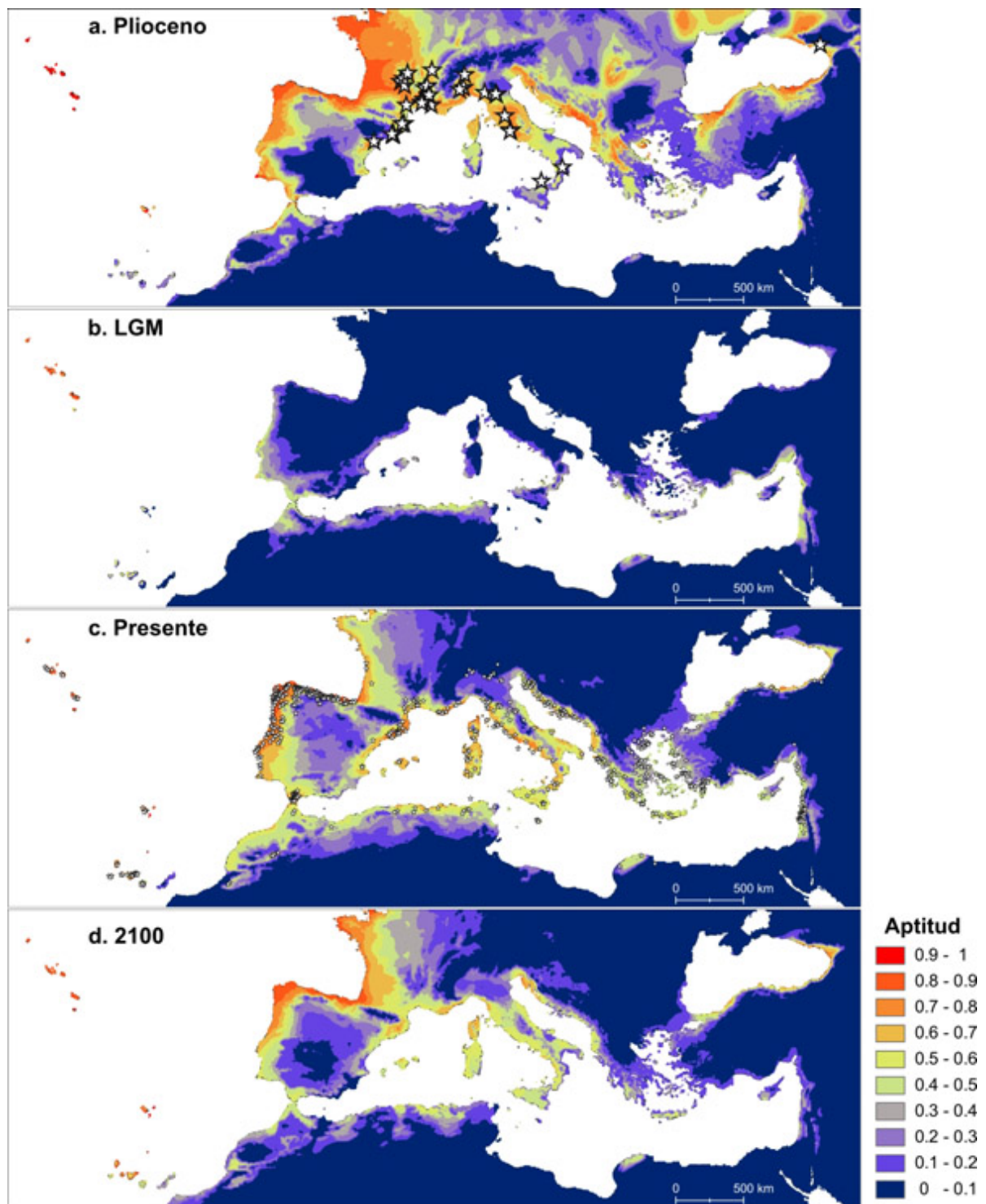


Figura 1. Mapa de aptitud climática para el laurel (*Laurus L.*) **a)** a mediados del Plioceno (hace 3 millones de años), **b)** último máximo glacial (LGM, hace unos 21.000 años), **c)** presente y **d)** predicción para 2100 (suponiendo una duplicación de los niveles de CO_2 atmosférico; véase Rodríguez-Sánchez y Arroyo, 2008). Los colores más cálidos indican mayor idoneidad climática, y las estrellas representan poblaciones conocidas de laurel para mediados del Plioceno (a partir del registro fósil) y el presente, respectivamente. Nótese el impacto de las glaciaciones sobre el área de distribución de *Laurus*. Durante los máximos glaciales, *Laurus* hubo de refugiarse en regiones costeras de la cuenca Mediterránea, cuenca del Mar Negro y Macaronesia. El cambio climático actual provocará un aumento perjudicial del estrés hídrico en las poblaciones meridionales, y promoverá el desplazamiento hacia zonas más elevadas y septentrionales.

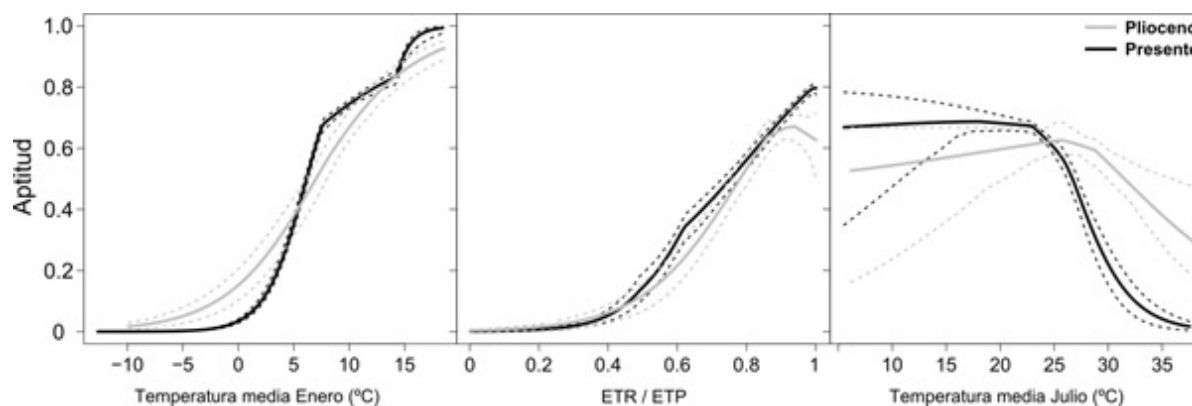


Figura 2. Estabilidad del nicho climático de *Laurus* a escala geológica, mostrada por la similitud de las curvas respuesta a distintas variables climáticas para mediados del Plioceno y el presente. El cociente entre la evapotranspiración real y potencial (ETR / ETP) es un estimador del déficit hídrico. La temperatura media del mes más cálido (Julio) tuvo un efecto marginal en relación al resto de variables climáticas.

La filogeografía molecular de *Laurus* (**Fig. 3**), basada en secuencias de ADN del cloroplasto, mostró un patrón de diferenciación y migración de Este a Oeste en el Mediterráneo de origen probablemente muy antiguo (Terciario). El ajuste de los resultados filogeográficos con el registro fósil y los modelos de paleodistribución apoyan la supervivencia de *Laurus* en diversos refugios (incluyendo Macaronesia) durante todo el Cuaternario. Sin embargo, la actual distinción de la especie macaronésica, *Laurus azorica* (Seub.) Franco, no parece apoyada por los datos genéticos, morfológicos ni ecológicos disponibles, por lo que se sugiere su integración en una única especie dentro del género, *Laurus nobilis*.

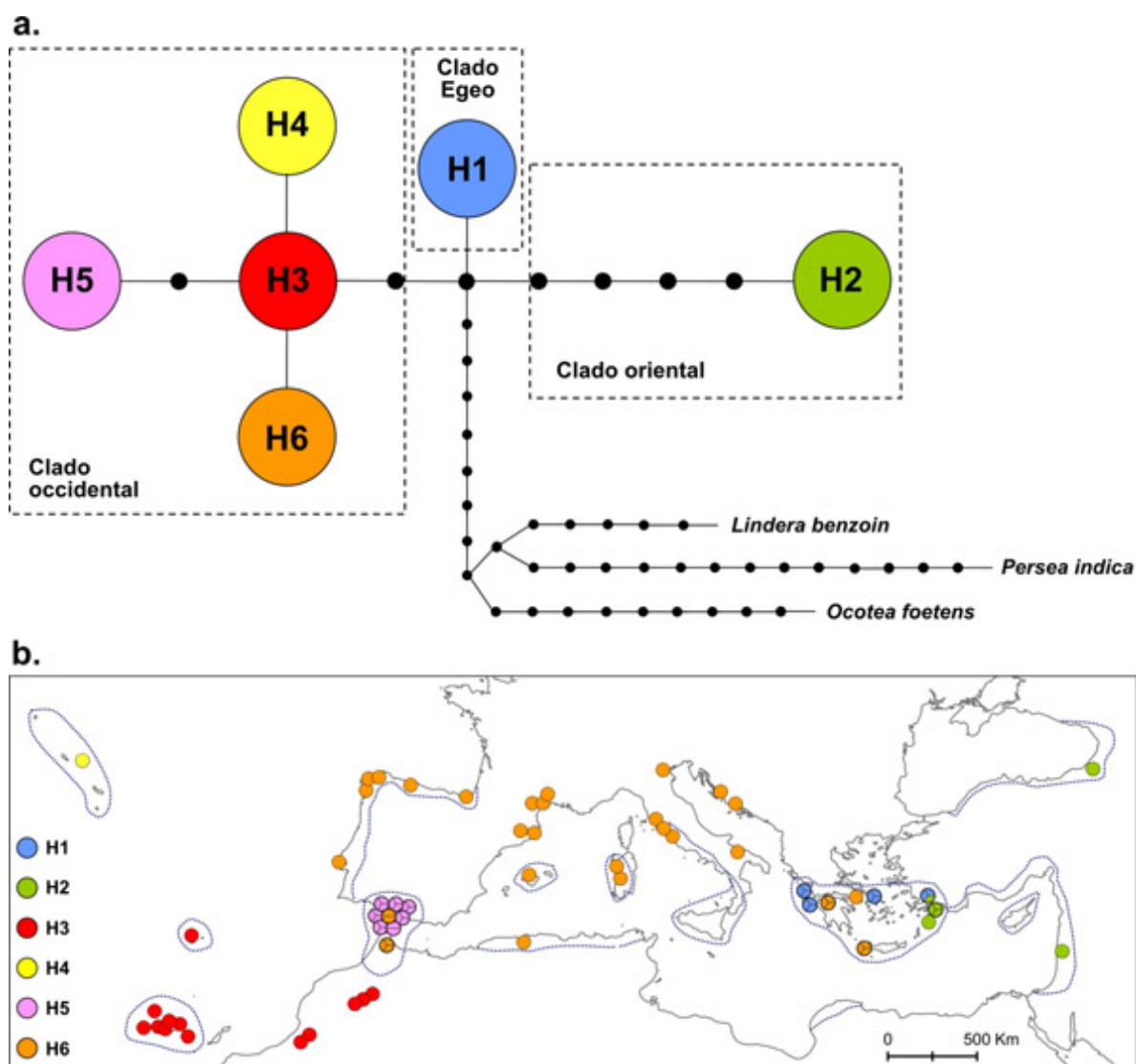


Figura 3. a) Relaciones filogeográficas entre los haplotipos de *Laurus*, inferidas mediante parsimonia. Los puntos negros representan haplotipos ausentes en nuestras muestras. La inclusión de otras especies de Lauráceas (*Lindera benzoin*, *Persea indica* y *Ocotea foetens*) como grupos externos permitió identificar las poblaciones ancestrales de *Laurus* y reconstruir el proceso de diferenciación genética asociado a la dinámica geográfica de *Laurus* durante el Neógeno. Nótese el patrón de diferenciación Este-Oeste, que contrasta con el patrón Norte-Sur típico de especies de latitudes templadas. El clado occidental incluye poblaciones tanto de *Laurus nobilis* como *L. azorica*. **b)** Distribución geográfica de los haplotipos encontrados en *Laurus*. El patrón espacial de estos haplotipos concuerda con la distribución de refugios glaciales (líneas de puntos) inferidos mediante modelos de paleodistribución (Fig. 1). Las poblaciones de laurel del Parque Natural Los Alcornocales (sur de la península Ibérica) albergan un haplotipo exclusivo, confirmando su origen autóctono.

Así, la combinación de una red de áreas-refugio relativamente estables a escala geológica con unas características demográficas que favorecen la estabilidad frente a la volatilidad de las poblaciones parece clave para explicar la persistencia a largo plazo de *Laurus* y otras especies relictas. Por otro lado, los peculiares requisitos climáticos de estas especies, mantenidos a lo largo del tiempo, determinan su estatus relicto frente a otras especies cuyos rangos de tolerancia climática son más concordantes con el actual clima mediterráneo.

Dinámica geográfica de árboles ibéricos

La revisión de los estudios filogeográficos y modelos de paleodistribución aplicados a árboles de la península Ibérica mostró la aportación de estas nuevas herramientas para reconstruir la dinámica biogeográfica de estas especies en una región tan compleja desde el punto de vista orográfico y climático. A pesar de que las especies muestran respuestas individualistas y altamente idiosincrásicas, los casos de estudio disponibles permiten perfilar algunos patrones generales: 1) las poblaciones atlánticas y mediterráneas de muchas especies muestran diferencias genéticas marcadas, probablemente debidas al proceso

histórico de colonización de la Península y a un aislamiento geográfico prolongado. 2) Muchas especies sobrevivieron a las glaciaciones cuaternarias en varios puntos de la península Ibérica, generando un patrón de pequeños refugios dentro del gran refugio representado por la Península. 3) La antigüedad de muchas poblaciones de especies arbóreas en la península Ibérica y la cuenca Mediterránea les ha conferido una elevada singularidad genética y alto valor de conservación. 4) La dinámica biogeográfica de las especies arbóreas parece resultar de la combinación de procesos deterministas y estocásticos actuando a distintas escalas espaciales y temporales. Mientras que a escala biogeográfica la conservación del nicho promueve la migración o la extinción de especies ante un cambio climático, las contingencias históricas y los procesos de ensamblaje de comunidades parecen explicar muchos de los patrones observados a escala local o regional.

El estrecho de Gibraltar, barrera biogeográfica y ‘punto caliente’ de biodiversidad

La región del estrecho de Gibraltar (sur de la península Ibérica y norte de Marruecos) constituye un refugio de gran relevancia en el contexto de la cuenca Mediterránea, albergando una riqueza florística singular y de elevado valor biogeográfico. Ello es debido a sus peculiares características ambientales y geográficas (**Fig. 4**), que han promovido la supervivencia durante el Cuaternario de muchas especies relictas pero también la diferenciación de especies, favorecida principalmente por el aislamiento edáfico. Los estudios realizados hasta la fecha sobre el posible papel del estrecho de Gibraltar como barrera biogeográfica parecen indicar que la capacidad de establecimiento post-dispersivo y colonización de las especies podría ser igual o incluso más relevante que la capacidad de dispersión. Así, las especies pioneras y fácilmente colonizadoras parecen mantener cierto flujo génico entre ambos lados del Estrecho, probablemente favorecido por los movimientos humanos desde la Prehistoria, mientras que las especies longevas o con requisitos ambientales más estrictos muestran una discontinuidad genética a través del mismo.

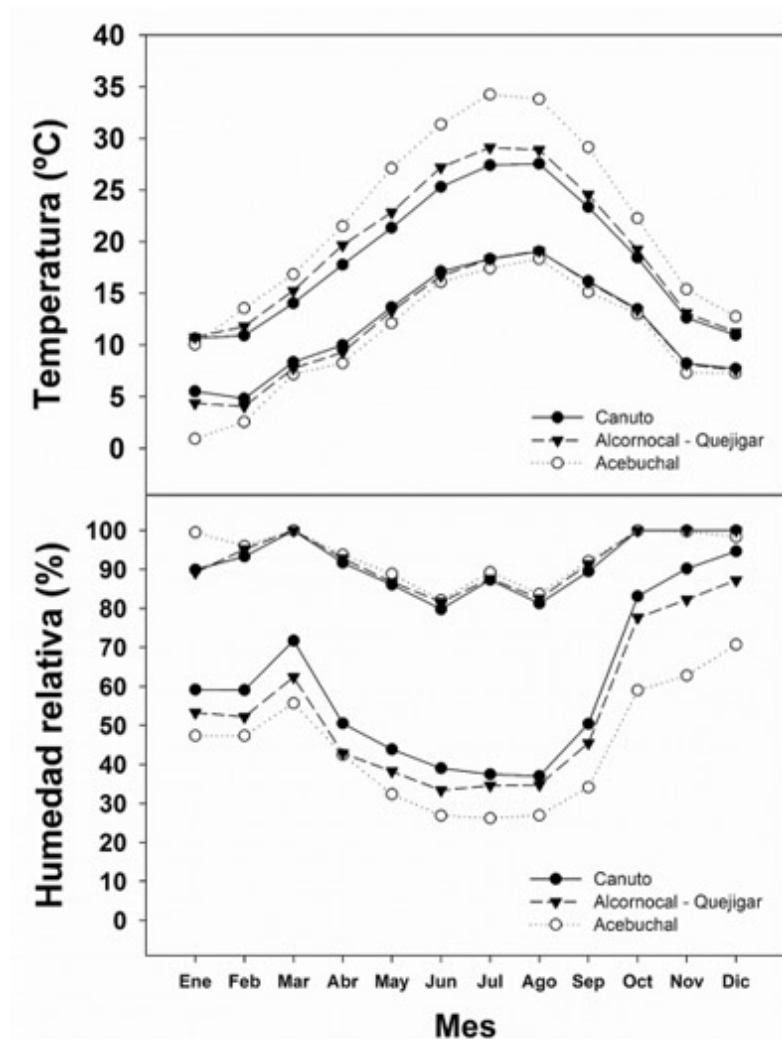


Figura 4. Valores máximos y mínimos de temperatura y humedad relativa en tres tipos de hábitat representativos del Parque Natural Los Alcornocales (Cádiz-Málaga): 'canuto' (bosque ripario), alcornocal-quejigar (dominado por *Quercus suber* y *Q. canariensis*) y acebuchal (dominado por *Olea europea* var. *sylvestris*). Los canutos presentan menores oscilaciones térmicas y mayor humedad relativa, lo que ha favorecido la persistencia de varias especies de árboles, arbustos y helechos relictos del Terciario.

Impactos del cambio climático en comunidades de árboles relictos

La complejidad de las relaciones entre el clima y los procesos ecológicos, y su heterogeneidad a nivel individual, poblacional y específico exige la utilización de modelos estadísticos igualmente complejos. La estadística Bayesiana, y particularmente los modelos jerárquicos, parecen especialmente prometedores al respecto (Clark, 2007). La aplicación de estos modelos al estudio de los patrones temporales de crecimiento radial de las principales especies leñosas de los 'canutos' (bosques riparios) del sur de la península Ibérica sugiere que el proceso actual de cambio climático puede afectar a varias especies relictas, promoviendo cambios importantes en la estructura de estas comunidades. Especies caducifolias como *Frangula alnus* subsp. *baetica* y *Quercus canariensis* podrían ser las más afectadas por el aumento del estrés hídrico y las temperaturas, mientras que otras especies, como *Ilex aquifolium* y *Laurus nobilis*, podrían verse incluso beneficiadas dada su mayor sensibilidad a las bajas temperaturas.

Referencias

- Bennett, K.D. 1997. *Evolution and Ecology. The pace of life*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Clark, J.S. 2007. *Models for ecological data*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

Donoghue, M.J., Moore, B.R. 2003. Toward an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology* 43:261-270.

Mai, D.H. 1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. *Plant Systematics and Evolution* 162:79-91.

Parmesan, C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37:637-669.

Ruddiman, W.F. 2007. *Earth's climate: past and future*. W. H. Freeman, New York, USA.

FRANCISCO RODRÍGUEZ-SÁNCHEZ

Un análisis integrado de la respuesta de las especies al cambio climático: biogeografía y ecología de árboles relictos en el Mediterráneo

Tesis Doctoral

Departamento de Biología Vegetal y Ecología, Universidad de Sevilla.

Directores: Juan Arroyo, Pedro Jordano y María Begoña García

Fecha de lectura: Enero 2010

Publicaciones resultantes de la tesis

Arroyo, J., Rodríguez-Sánchez, F., Hampe, A. 2009. Los canutos de las Sierras de Algeciras y el Aljibe, retazos del pasado en un ambiente mediterráneo. En: Niell, X. (ed.). *Proyecto Andalucía. Serie Ecología*. vol. 3, pp. 311-340. Publicaciones Comunitarias - Grupo Hércules, Sevilla.

Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J. 2009. 5230 Matorrales ombrófilos arborescentes con *Laurus nobilis*. En: *Auct.pl.* (eds.). *Bases ecológicas preliminares para la conservación de los tipos de hábitat de interés comunitario en España*, grupo 5. Dirección General de Medio Natural, Ministerio de Medio Ambiente, y Medio Rural y Marino, Madrid, España. ISBN 978-84-491-0911-9. Disponible en: http://www.jolube.net/Habitat_Espana/indice.htm

Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J. 2011. Cenozoic climate changes and the demise of Tethyan laurel forests: lessons for the future from an integrative reconstruction of the past. En: Hodkinson, T.R., Jones, M.B., Waldern, S. y Parnell, J.A.N. (eds.). *Climate Change, Ecology and Systematics*, pp. 280-303. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Rodríguez-Sánchez, F., Guzmán, B., Valido, A., Vargas, P., Arroyo, J. 2009. Late Neogene history of the laurel tree (*Laurus L.*, Lauraceae) based on phylogeographical analyses of Mediterranean and Macaronesian populations. *Journal of Biogeography* 36:1270-1281.

Rodríguez-Sánchez, F., Hampe, A., Jordano, P., Arroyo, J. 2010. Past tree range dynamics in the Iberian Peninsula inferred through phylogeography and palaeodistribution modelling: a review. *Review of Palaeobotany and Palynology* 162:507-521.

Rodríguez-Sánchez, F., Arroyo, J. 2008. Reconstructing the demise of Tethyan plants: climate-driven range dynamics of *Laurus* since the Pliocene. *Global Ecology and Biogeography* 17:685-695.

Rodríguez-Sánchez, F., Pérez-Barral, R., Ojeda, F., Vargas, P., Arroyo, J. 2008. The Strait of Gibraltar as a melting pot for plant biodiversity. *Quaternary Science Reviews* 27:2100-2117.